Die Mundhöhlendrüsen der Reptilien

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Mathem.-Naturw. Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

FRIEDRICH HÜBNER

aus Neuholland

Tag der mündlichen Prüfung: 29. April 1936
Tag der Promotion: 22. Februar 1937

Druck: Doktordruck — Graphisches Institut Paul Funk,
Berlin SW 68, Friedrichstr. 231.

851

Referenten: Prof. Dr. Hesse
Prof. Dr. Zimmer

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Mundhöhlendrüsen der Reptilien.

Die Mundhöhlendrüsen der Reptilien sind bereits des öfteren untersucht worden. Histologisch ist eingehend allerdings nur die Oberlippendrüse der Ophidier bekannt.

In den Arbeiten über die Drüsen der Wirbeltiere werden bei der Beschreibung der Form der Drüsen stets die gleichen Bezeichnungen angewandt, wie sie von den Säugetieren her geläufig sind. Die Bezeichnungen tubulös, acinös und alveolär treffen schon deshalb oft nicht zu, weil darunter Drüsen verstanden werden, die einen mit Zylinderepithel ausgekleideten, röhrenförmigen Ausführgang besitzen. Die Drüsen der Reptilien weisen weitgehende Unterschiede auf. Sie stellen taschen- oder sackförmige Epitheleinsenkungen dar und sind entweder mit mehrschichtigem Epithel, in dem sich Schleimzellen befinden, ausgekleidet, oder mit einschichtigem Drüsenepithel, das sich entweder bis zur Ausmündung erstreckt, oder aber meist in geschichtetes Epithel übergeht. Diese Einsenkungen können nun, wie bei Testudo graeca, weitgehend verästelt sein und stellen dann eine verästelte, taschenförmige Drüse dar.

Ferner finden sich Drüsen, deren äußere Form tubulös oder alveolär erscheint, die aber einen weiten Ausführgang besitzen und ihre Oberflächenvergrößerung nicht durch Verästelung, sondern durch Faltung und Ausstülpungen des Epithels erfahren. Diese Drüsen sollen im folgenden als gefaltete Drüsen bezeichnet werden.

Bei einigen Pflanzenfressern ist eine Differenzierung des Drüsenepithels in Endstück, Ausführgang und Sammelgang eingetreten.

Im Verlaufe der Arbeit ließen sich Beziehungen zwischen Bau und Bedeutung der Drüsen auffinden.

Für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeit möchte ich an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Richard Hesse meinen besonderen Dank aussprechen. Herrn Dr. Kahmann bin ich für Überlassung von Material zu Dank verpflichtet.

Material und Methode.

In allen Fällen, wo histologische Untersuchungen vorgenommen werden sollten, wurde das Reptil dekapitiert und der Kopf in Bouin'schem Gemisch oder, mit besseren Ergebnissen, in 5 % Formol fixiert.

Um die Lage und Größe der Drüsen zu bestimmen, wurden die ganzen Köpfe nach der von Romeis angegebenen Methode entkalkt und in Zelloidin eingebettet. Das Horn der Schildkröten wurde mit Diaphanol erweicht. Danach ließen sich bei kleineren Exemplaren 10μ-Schnitte des ganzen Kopfes ohne Mühe ausführen.

Lacertilia.

Lacertidae.

Mehrere Arten der Familie sind schon des öfteren untersucht worden. In der Literatur werden für Lacerta agilis, L. vivipara, L. muralis und L. viridis Unterzungen- und Unterlippendrüsen angegeben.

Lacerta agilis.

Schon Leydig unterschied in der Unterzungendrüse einen helleren und einen dunkleren Teil. Oppel konnte nachweisen, daß der vordere unpaare Teil der Drüse ein Epithel von kubischen Zellen mit granuliertem Inhalt besitzt. Die angeführten Befunde können noch erweitert werden. Die vordere unpaare Drüse beginnt sich kurz vor dem Zusammenschluß mit der hinteren paarigen Drüse zu teilen und liegt dieser bis zum Ende an.

Das Epithel der vorderen Drüse setzt sich aus Zellen kubischer oder schwach zylindrischer Gestalt zusammen. Das Sekret ist serös und gelangt direkt in weite, mit flachem, sezierendem Epithel ausgekleidete Sammelgänge. Die Sammelgänge münden in Ausführgänge mit hohem Zylinderepithel, das an der Mündung in geschichtetes übergeht. Die Mündungen befinden sich alle im vorderen Teil (Abb. 1). Die hintere paarige Drüse ist eine zusammengesetzte Schleimdrüse. Sie besteht aus vielen sich mehr oder weniger verästelnden schmalen Säcken, die mit hohen, hellen Zylinderzellen ausgekleidet sind. Das Drüsenepithel geht allmählich in geschichtetes Epithel über, so daß es zu keiner Ausbildung gesonderter Ausführgänge kommt.

Die einzelnen Drüsen der Unterlippendrüse, die den ganzen Unterkiefer umschließt, sind durch Bindegewebe getrennt. Das Sekret der mukösen Zellen sammelt sich im Lumen des Endstückes und wird direkt abgeführt. Die Einzeldrüsen münden zwischen Lippe und Zahnreihe (Abb. 2).

Die oberen Zungendrüsen liegen in den Krypten der Zungenoberfläche. Im Bau entspricht ihnen die Kieferdrüse, die aus zwei nebeneinanderliegenden, sich wenig verästelnden Einsenkungen besteht. Sie liegt im mittleren und hinteren Teil der Mundhöhle nach innen zu neben der Zahnreihe.

Die seitliche Zungendrüse setzt sich aus vielen einfach oder verästelt taschenförmigen Einsenkungen, die mit geschichtetem

Epithel ausgekleidet sind, zusammen. Einzelne Zellen des Epithels erscheinen eiförmig, enthalten durch Mucikarmin färbbares Sekret, und lassen eine feine Körnelung erkennen (Abb. 3). Die Zellen entsprechen den Schleimbecherzellen der oberen Zungendrüsen. Der Unterschied liegt aber darin, daß diese Schleimzellen nicht immer von der Basalmembran bis zur Oberfläche des Epithels reichen.

Der Oberkiefer ist drüsenarm. Bisher scheint man die paarige Gaumendrüse übersehen zu haben. In Höhe der Augen befindet sich innerhalb einer flachen Tasche des Gaumens gefaltetes Drüsenepithel, das ohne Übergang mit dem Epithel des Gaumens in Verbindung steht. Die Öffnung der Tasche liegt nach dem Oesophagus zu (Abb. 4).

Lacerta vivipara.

Bei dieser Art finden sich alle bei L. agilis beschriebenen Drüsen des Unterkiefers.

Lacerta fiumana.

Die Drüsen sind bei dieser Art nur gering entwickelt. Die Unterlippendrüse umschließt den vorderen Teil des Unterkiefers nicht mehr.

Lacerta serpa.

Bis auf die Kieferdrüse, die in ihrem gesamten Verlauf nur einfach ausgebildet ist, finden sich die gleichen Verhältnisse wie bei L. fiumana.

Lacerta viridis.

Die Drüsen sind besser ausgebildet als bei den vorgenannten Arten. Die Zungendrüsen liegen in zahlreichen, sehr tiefen Krypten. Die Kieferdrüsen beginnen weit vorn und sind reich verästelt. Die Gaumendrüsen sind verästelt.

Geckonidae.

Gecko verticillatus.

Die Unterzungendrüsen entsprechen im Bau denen von Lacerta agilis weitgehend. Die mediane und paarige Gaumendrüse sind gut entwickelt. Die zusammengesetzten Drüsen sind mukös.

Die Oberlippendrüse besteht wie die Unterlippendrüse aus mehreren durch Bindegewebe getrennten Drüsen. Die mukösen Drüsen umgeben die beiden Kiefer und münden neben der Zahnreihe aus.

Anguidae.

Anguis fragilis.

Die Unterzungendrüse entspricht im Bau der paarigen Unterzungendrüse von Lacerta agilis. Die einfachen mukösen Ober- und

Unterkieferdrüsen liegen außen und innen neben der Zahnreihe. Die Zungendrüsen liegen vorn in einfachen Krypten, die nach hinten zu schlauchförmig ausgebildet sind.

Die Unterlippendrüse setzt sich aus drei durch Bindegewebe getrennten Abteilungen zusammen. Der an die Lippe grenzende Teil ist rein mukös, der mittlere gemischt, der innere serös. Die Gaumendrüsen sind nach Leydig paarig, nach Reichel, der die Leydigschen Drüsen nicht findet, unpaar. Auf Serienschnitten des ganzen Oberkiefers fand ich, daß sich an die mediane Gaumendrüse seitlich eine paarige Drüse anlegt. Sie liegen mit vielen Einzeldrüsen im Bindegewebe, das den Vomer gegen die Mundhöhle abgrenzt und zwar dort, wo Vomer und Maxillare noch verbunden sind.

Ophisaurus apus.

Die Unterzungendrüse ist wie bei Anguis paarig, anfangs verzweigt, später unverzweigt, und weist wenig verästelte Taschen auf, deren Epithel mit Mucikarmin Schleimfärbung ergibt. Die Zungendrüsen gleichen denen der vorigen Art. Im Oberkiefer schließt sich an eine wohlentwickelte, große Oberlippendrüse eine Schnauzendrüse an.

Die Sammelgänge gehen in Ausführgänge über, die in gleichen Abständen an den Zahnspitzen ausmünden. Am Mundhöhlendach fand ich eine Drüse, die in ihrer Art bei den Reptilien bisher noch nicht bekannt ist. An der Stelle, wo Maxillare und Vomer durch Bindegewebe und Knorpel so miteinander verbunden sind, daß ein breiter Schlitz entsteht, der sich einerseits in die Choanen, andererseits in die Mundhöhle öffnet, findet sich im Bindegewebe des Maxillare eine zusammengesetzte Drüse. Ich möchte diese Drüse als Rachendrüse bezeichnen, da sie sich wie die Rachendrüse der Anuren teils in die Mundhöhle, teils in die Choanen öffnet. Diese Drüse ist aber der Rachendrüse der Anuren nicht homolog, da letztere im Bindegewebe des Vomer liegt und deswegen wahrscheinlicher mit den Gaumendrüsen zu homologisieren ist. Bestärkt werde ich in dieser Meinung durch die Angaben Onders, der beim Frosch eine mediale, in die Mundhöhle und eine laterale, in die Choanen sich öffnende Drüsenanlage fand. Die Rachendrüse liegt bei Ophisaurus etwa an der Stelle, an der Müller aus eingewanderten Hautdrüsen hervorgegangene Mundhöhlendrüsen fand. Ich halte aber auch diese nicht für homolog. Ebensowenig entsprechen sie den lateralen Gaumendrüsen, die bei Tejidae, Agamidae und Testudinatae gefunden werden, denn diese finden sich stets in dem den Vomer umkleidenden Bindegewebe.

Scincidae.

Chalcides tridactylus.

Die Unterzungendrüse entspricht in der Lage der paarigen Unterzungendrüse von Lacerta agilis. Von den Zellen der wenig

verästelten Epitheleinsenkungen wird seröses Sekret abgeschieden. Die an der Kieferspitze mündende Unterlippendrüse dehnt sich weit bis unter die Zunge aus, so daß die sonst nur bandförmige Drüse eine breite Fläche einnimmt.

Zungen- und Gaumendrüsen sind nur gering entwickelt.

Trachysaurus.

Unterzungen- und Unterlippendrüsen entsprechen denen der vorigen Art. Die Gaumendrüsen stellen zusammengesetzte, verästelte, große Drüsen dar, deren Sekret Zellreste enthält. Die Oberlippendrüse ist eine aus drei bis vier Lappen bestehende muköse Drüse.

Es trifft also nicht allgemein zu, daß, wie Reichel angibt, die Scincidae die drüsenärmste Gruppe der Reptilien seien.

Scincus officinalis.

Die paarige Unterlippendrüse enthält viele nicht gefaltete Taschen, die mit kubischem Epithel ausgekleidet sind. Die Unterlippendrüse besteht aus mehreren gefalteten Taschen, die zwischen Kieferrand und Zahnreihe ausmünden (Abb. 15).

Tejidae.

Tupinambus teguixin.

Die paarige Unterzungendrüse besteht aus großen, weit verästelten mukösen Drüsen. Die Sammelgänge sind von niedrigem Epithel ausgekleidet und erscheinen dunkel gekörnt. Das Sekret erscheint in den Endstücken entweder fein gekörnt und hell oder grob gekörnt und durch Eosin dunkelrot gefärbt. Aus diesen beiden Vorstufen entsteht bläschenförmiger Schleim, der in den Sammelgang fließt und durch mit hohem, hellem Zylinderepithel ausgekleidete Ausführgänge entleert wird. Die Unterlippendrüsen gleichen ihnen im Bau. Die Gaumendrüsen liegen in drei parallelen mit bloßem Auge gut erkennbaren Bändern im vorderen Teil des Mundhöhlendaches. Das alveoläre Lumen erfährt durch viele oftmals verzweigte Einstülpungen eine ähnliche Oberflächenvergrößerung, wie sie genauer bei Agamidae besprochen wird. Die Drüse ist gefaltet alveolär.

Die Zellgranula werden in wenigen Zellen durch Lichtgrün, in der Masse der übrigen durch Mucikarmin gefärbt. Dabei können nun entweder ganze Alveolen grün oder rot gefärbt werden, oder die am Rand liegenden Zellen erscheinen rot und die in der Mitte liegenden grün. Im letzteren Falle erscheint im rotgefärbten Schleim tropfenförmiges, grüngefärbtes Sekret. Es scheint abwechselnd

muköses und seröses Sekret abgeschieden zu werden, denn in einigen Zellen scheint am Grunde grünes, an der Spitze rotes Sekret zu sein (Abb. 5)*).

Agamidae.

Agama stellio.

Die seröse Unterzungendrüse beginnt paarig im vordersten Teil des Unterkiefers und mündet dort auch in mehreren Ausführgängen aus. Sie besteht aus vielen Einzeldrüsen, die in Längsrichtung verlaufen. Die Oberflächenvergrößerung wird dadurch erreicht, daß die mit Drüsenepithel ausgekleideten Wände nach innen zu gefaltet sind. Das Epithel besteht aus kubischen, Granula enthaltenden Zellen. Die runden Kerne liegen nur selten an der Zellbasis. Das durch Lichtgrün gefärbte Sekret enthält immer Kernbestandteile (Abb. 16).

Die muköse Unterzungendrüse verläuft parallel zur serösen zwischen Zahnreihe und Zunge und entspricht im Bau der seitlichen Zungendrüse von L. agilis.

Die Zungendrüsen sind tief in das Innere der Zunge verlagert und nehmen diese im vorderen Teil mit ihren in Längsrichtung verlaufenden Schläuchen fast ganz ein. Sie weisen dieselben Faltungen auf wie die seröse Unterzungendrüse und münden im vorderen Teil der Zunge in weiten Ausführgängen aus.

Das Drüsenepithel besteht aus kubischen Zellen, die fast vollkommen mit großen Granula gefüllt sind. Diese Drüsen unterscheiden sich in ihrem färberischen Verhalten von den bisher beschriebenen anderen Zellen. So wurden z. B. bei einer Dreifachfärbung mit Hämalaun, Lichtgrün, Mucikarmin die seröse Unterzungendrüse grün, die muköse rot gefärbt. Die Kerne erschienen in beiden Zellarten blau. Die Zungendrüsen waren durch die mit Hämalaun gefärbten Granula tief blau. Auch durch Hämatoxylin und Pikrinsäure werden die Granula so gefärbt, daß die Kerne verdeckt sind. Von anderen Drüsenarten unterscheiden sich die Zungendrüsen dadurch, daß sie von Muskelgewebe umgeben sind.

Die Unterlippendrüse entspricht histologisch der serösen Unterzungendrüse. Sie mündet am Lippenrand oder an der Zahnbasis aus. Der Oberkiefer stand mir nicht zur Verfügung.

Physignathus lesueuri.

Die Unterlippen-, Unterzungen- und Zungendrüsen gleichen im Bau denen von Agama stellio.

Uromastix spinipes.

Der Bau der Drüsen dieses Pflanzenfressers weicht von dem anderer Arten erheblich ab. Die Faltung des Drüsenepithels der

*) Ähnliche Erscheinungen beobachtete Antony bei der Sekretbildung der Glandula mandibularis von Passer domesticus.

serösen Unterzungendrüse geht soweit, daß das ganze Lumen mit Drüsenepithel ausgekleidet ist, so daß im Querschnitt runde Ausschnitte entstehen, die an Sammelgänge erinnern. Die Drüse mündet vorn in wenigen Ausführgängen aus. Das Sekret enthält Kernbestandteile (Abb. 18).

Die muköse Unterzungendrüse ist besonders im hinteren Teile der Mundhöhle aus verästelten Drüsen zusammengesetzt (Abb. 6).

An der Zungenspitze finden sich muköse, meist verzweigte Drüsen mit ellipsoidförmigem Lumen. Neben diesen, im weiteren Verlauf die ganze Zunge einnehmend, beginnen seröse Drüsen, die denen von Agama im Bau vollkommen gleichen. In einigen Zellen des Drüsenepithels sind deutlich zwei Kerne zu erkennen. Die vergleichende Betrachtung der einzelnen Drüsenzellen ergibt folgenden Gang der Sekretion: Anfangs ist die Zelle flach und hell (Abb. 7 u. 8) und der Kern liegt an der Basis. Die Zelle wächst und füllt sich gleichmäßig mit Granula. Der Kern wandert zur Mitte und teilt sich. Ein Kern rückt nun zur Basis, ein anderer zur Spitze der Zelle und schnürt sich mit dem um ihn gesammelten gekörnten Zellinhalt ab. Im Lumen lösen die Kerne sich auf.

Die Unterlippendrüse ist eine gemischte Drüse. Die zwischen den serösen Drüsenzellen liegenden kugeligen Schleimzellen scheinen zum Drüsenlumen zu wandern. Das Sekret enthält Kernbestandteile (Abb. 9).

Die mukösen Gaumendrüsen sind einfach oder verästelt.

Die seröse Oberlippendrüse besteht aus vier bis sechs durch Bindegewebe getrennten Lappen. Von der Wandung erstrecken sich einfache, meist aber vielfach verzweigte Faltungen in das Innere. Die Ableitung des Sekretes erfolgt entweder direkt oder durch zylindrische Speichelrohre in den Sammelgang, dessen Zellen höher sind. Auch die Zellen des Sammelganges werden bei der Sekretion abgestoßen. Die ganze Drüse sezerniert holokrin (Abb. 10).

Das Sekret gelangt von den Sammelgängen in den mit Zylinderepithel ausgekleideten Ausführgang.

An die seröse Oberlippendrüse schließt sich wie bei den Ophidiern eine Schleimdrüse an.

Iguanidae.

Iguana tuberculata.

Die Drüsen dieses Pflanzenfressers entsprechen in Lage und Bau weitgehend denen von Uromastix. Die seröse Unterzungendrüse ist ähnlich weit gefaltet wie bei der vorigen Art. Die Zungendrüsen sind rein mukös. Die Unterlippendrüse ähnelt im Bau der von Agama. Die Mündungen liegen meist in der Mitte der zusammengesetzten Drüse.

Die sehr großen Oberlippen- und Gaumendrüsen sind gemischt.

Anolis carolinensis.

Die Unterzungendrüse ist der von Agama recht ähnlich. Die Einzeldrüsen sind kaum gefaltet. Die Zungendrüsen dehnen sich in vielen dichtgedrängten Taschen über die ganze Zunge aus. Auch diese Drüsen erinnern durch Übereinstimmung in der Färbung an Agama. Die seitlichen Zungendrüsen sind wie die Kieferdrüsen verästelt.

Die Unterlippendrüse umgibt den ganzen Unterkiefer mit nur wenigen, selten gefalteten Schläuchen. Die Ausmündungen liegen sowohl am Lippenrande als auch am Grunde der Zahnreihe. Im Oberkiefer finden sich bei Iguana mediane und seitliche Gaumendrüsen, die nur gering entwickelt sind.

Ophidia.

Die Mundhöhlendrüsen sind besonders von Reichel eingehender untersucht worden. Als zusammengesetzte Drüsen gibt er an: Paarige und unpaare Unterzungendrüsen, Unter- und Oberlippendrüsen, Giftdrüsen.

Colubridae.

Diese Familie wurde bisher als einzige auf Mundhöhlendrüsen hin untersucht. Mit Ausnahme der Oberlippendrüse ist das Verhalten der Drüsen in den Unterfamilien recht konstant.

Aglypha.

Natrix natrix.

Die vordere paarige zusammengesetzte Unterzungendrüse verläuft in Längsrichtung und ist mit kleinen kubischen Zellen ausgekleidet, deren Lumen vom Kern fast ausgefüllt wird. Durch Lichtgrün und auch durch Mucikarmin wurden die Zellen gefärbt. Bau, Färbung und die Granula weisen auf seröse Zellen hin. Im Sekret finden sich selten Kern- und Zellreste. Die vier- bis sechsteilige Drüse mündet vorn mit Ausführgängen, die anfangs mit Drüsenepithel, an der Mündung mit geschichtetem Epithel ausgekleidet sind.

Die hintere unpaare mediane Unterzungendrüse ist zusammengesetzt. Sie beginnt schon zwischen der paarigen Drüse. Die Drüse mündet in sechs bis acht gesondert angelegten Ausführgängen. Das Sekret der im hinteren Drittel liegenden Zellen sammelt sich in zwei parallel verlaufenden, mit geschichtetem Epithel ausgekleideten Ausführgängen. Diese laufen mit den im zweiten und im vordersten

Drittel entspringenden Ausführgängen parallel bis zur Spitze der Drüse und münden dort kurz hintereinander aus.

Die Unterlippendrüse umgibt bandförmig vorn breiter werdend den Unterkiefer. Neben helleren Drüsenteilen finden sich dunklere. Reichel hält diese für in verschiedenen Funktionsstadien befindliche „Schläuche". Dagegen sprechen drei Gründe. Erstens sind die Zellen der helleren „Schläuche" höher. Zweitens finden sich neben Zellen, die Mucigen enthalten, auch solche, die schon Mucin enthalten. Drittens liegen die deutliche Granula enthaltenden, dunkleren „Schläuche" immer am äußeren Rand des Drüsenlappens. Wenn dies, wie Reichel meint, Drüsenzellen wären, die im Anfangsstadium der Sekretbereitung sind, so müßte man an diesen Stellen auch einmal Drüsenzellen sehen, die sekretleer sind. Solche habe ich aber dort niemals finden können. Die Unterlippendrüse ist also eine gemischte Drüse. Die Kieferdrüsen des Unterkiefers sind einfach, die des Oberkiefers verästelt.

An der Oberlippe lassen sich drei histologisch deutlich unterscheidbare Drüsen erkennen. Bis zur Nasenöffnung dehnt sich die Schnauzendrüse von der Kopfspitze nach hinten aus. Die Drüse mündet in sechs Ausführgängen am Mundhöhlendach dort aus, wo die eigentliche Oberlippendrüse beginnt. Diese gemischte Drüse umgibt den restlichen Teil des Oberkiefers. Vom Beginn der Augen ab verläuft parallel zu dieser eine seröse Drüse, die sich nach hinten stark entwickelt. Die Zellen des Sammelganges werden durch Mucikarmin rot gefärbt, während die serösen Zellen bei der Dreifachfärbung grün erscheinen. Bei Embryonen und wenige Tage alten Ringelnattern ist diese Drüse kaum entwickelt.

Natrix tesselatus.

Die paarige Unterzungendrüse ist der von N. natrix in Bau und Lage gleich zu setzen. Die unpaare Unterzungendrüse erscheint viel schmaler und mündet nicht an der Spitze, sondern im vorderen Drittel in sechs Ausführgängen paarig aus.

Die Unterlippendrüse ist eine paarige gemischte Drüse und wie die Kieferdrüsen nur gering entwickelt. Die Schnauzendrüse beginnt vorn mit mehreren durch Bindegewebe getrennten Bündeln, die sich alle in mehrere Endstücke aufteilen. Sie mündet dort in mehreren Ausführgängen, wo die Oberlippendrüse beginnt. Die gemischte Oberlippendrüse wird mit Beginn der serösen kleiner, begleitet diese aber bis zum Ende.

Natrix taxispilotus.

Die Drüsen dieser Art sind im Bau von denen der vorhergenannten Art nicht wesentlich verschieden.

Liophis.

Die Unterzungendrüse mündet in mehreren Ausführgängen. Die Endstücke sind besonders reich gefaltet. Das Sekret enthält viel Kernteile. Die Drüse ist wie bei den anderen Aglyphen von Muskeln umgeben. Die unpaare Unterzungendrüse enthält seröse und muköse Endstücke. Die Drüsenschläuche sind noch mehr in Längsrichtung verlagert als bei N. natrix und stimmen somit in der Lagerung mit denen von Agama stellio fast überein.

Coluber sauromates.

Die Drüsen stimmen mit denen der vorgenannten Arten weitgehend überein.

Coronella austriaca.

Die gemischte paarige Unterzungendrüse mündet in sechs Ausführgängen in weiten Abständen. Die unpaare Drüse ist reich an mukösen Zellen. Die Schnauzendrüse mündet in drei Ausführgängen am Mundhöhlendach, die Oberlippendrüse in vielen Ausführgängen.

Opisthoglypha.

Tarbophis fallax.

Die paarige Unterzungendrüse weist zu denen der Aglyphen keine Unterschiede auf, die unpaare zerfällt in zwei Hälften mit je einem Sammelgang, die in weitem Abstand münden. Die Unterlippendrüse ist gemischt. Die Endstücke der Schnauzendrüse münden in einen Sammelgang, von dem sich zwölf Ausmündungen so abzweigen, daß sie das Mundhöhlendach kranzförmig bedecken und zwar so, daß die äußersten Ausmündungen sich an die Ausführgänge des vorderen Teiles der Oberlippendrüse anschließen. Die Oberlippendrüse ist auch bei dieser Art gemischt.

Coelopeltis monspessulana.

Die Drüsen weichen von denen von Tarbophis kaum ab.

Viperidae.

Vipera berus.

Die unpaare Unterzungendrüse mündet in vier Ausführgängen am vorderen Drittel der Drüse. Sie ist wie die paarige, die in sechs Ausführgängen mündet, eine gemischte Drüse. Die ebenfalls gemischte Unterlippendrüse ist recht groß. Sie reicht wie die Oberlippendrüse sehr weit nach hinten, so daß die Ausführgänge der hinteren Schläuche durch Bindegewebe und Muskeln von der Mundhöhle abgeschlossen sind. Wird der Mund weit geöffnet, so werden die Muskeln gespannt, und dann kann auch das Sekret dieser Drüsenteile

seiner Aufgabe, die Beute gleitend zu machen und Schmutzteile zurückzuhalten, dienen. Die Schnauzendrüse ähnelt der von Natrix tesselatus, und die Oberlippendrüse enthält neben mukösen auch seröse Endstücke.

Die Giftdrüse, die eine viel geringere Ausdehnung hat als die seröse Oberlippendrüse von Natrix natrix, beeinträchtigt die Ausdehnung der Oberlippendrüse nur in geringem Maße.

Agkistrodon contortix.

Die Drüsen unterscheiden sich kaum von denen von Vipera berus. Die Unterlippendrüse erscheint wie auch die gemischte Oberlippendrüse überwiegend mukös.

Boidae.

Boa constrictor.

Es lassen sich mit bloßem Auge deutlich erkennbar große Unterlippendrüsen, eine nur wenig entwickelte Oberlippendrüse und Unterzungendrüsen unterscheiden. Eine Schnauzendrüse fehlt.

Corallus caninus.

Diese Art verhält sich wie die vorige. Histologische Untersuchungen konnten auch bei diesem Tier nicht mehr ausgeführt werden.

Testudinatae.

Testudo graeca.

Im Unterkiefer kommt es histologisch nur zur Ausbildung einer einzigen Drüsenart. Diese Drüsen sind so gewaltig entwickelt wie bei keinem anderen untersuchten Reptil. Sie dehnen sich bis ganz nach vorn aus. Die Mündungen der vordersten sind allerdings nach innen gerichtet und münden unter der Zungenspitze aus. Sie besteht fast vollständig aus Drüsengewebe. Die Drüsen der Zunge münden nach allen vier Richtungen, also auch zum Mundhöhlenboden hin, aus, der unter der Zunge drüsenfrei ist.

Die Zungendrüsen liegen in den Falten der Zunge. Im einfachsten Falle ist die Falte mit Drüsenepithel ausgekleidet, das gegen die Mundhöhle hin in das geschichtete Epithel übergeht. Von den Falten gehen oft Ausstülpungen in das Innere der Zunge hinein, die mit Drüsenepithel ausgekleidet sind. Auch die einzelnen Drüsen des Mundhöhlenbodens und Kiefers sind verschieden weit differenziert. Es finden sich neben ganz einfachen, im Querschnitt tubulösen Drüsen vergleichbaren Epitheleinsenkungen solche, die weit verzweigt sind (Abb. 12).

Vergleicht man mehrere aufeinanderfolgende Schnitte, so erkennt man, daß die tiefe gleichmäßig breite Einsenkung fast unverändert bleibt. Die Verzweigungen erscheinen im Schnitt verschieden.

Um den Verlauf der Verzweigungen genau feststellen zu können, schritt ich zur Herstellung eines Wachsmodells. Aus einer Serie von 70 10μ dicken Schnitten wurde die Drüse in 200facher Vergrößerung gezeichnet. Die Zeichnungen wurden auf 2000μ dicke Wachsplatten geklebt. Aus den Drüsenausschnitten wurde das Modell hergestellt. Wie die photographische Aufnahme erkennen läßt, öffnet sich die Drüse in einer weiten Tasche. Ferner erscheinen deutlich senkrechte und waagerechte Ausstülpungen.

Verfolgt man den Verlauf einer Ausstülpung, so ergibt sich eine ganz besonders eigenartige Abzweigungsanordnung. Von der taschenförmigen Einsenkung gehen mehrere Abzweigungen erster Ordnung ab, im abgebildeten Modellquerschnitt von der Tasche aus nach oben und unten. Senkrecht zu diesen stehen die Abzweigungen zweiter Ordnung. Sie gehen von vorn nach hinten und erscheinen in der Aufsicht kreisförmig. Die Abzweigungen dritter Ordnung stehen wieder senkrecht und verlaufen von links nach rechts. Schließlich konnte ich noch eine Verzweigung vierter Ordnung finden, die wieder von oben nach unten verläuft (Abb. 13 u. 14). Die Weite der Lumina bleibt in allen Verzweigungen die gleiche. Auch das Drüsenepithel ändert sich in seiner Beschaffenheit nicht.

Die Form der Drüse ist weder trauben- noch schlauchförmig. Sie stellt eine dritte Form verzweigter Drüsen dar, die ich als taschenförmig bezeichnen möchte. Die dargestellte Drüse wäre also verzweigt taschenförmig. Ein eigentlicher Ausführgang fehlt diesen Drüsen.

Der Inhalt der Zellen wird von Mucikarmin hell- oder dunkelrot, von Toluidinblau grün oder blau gefärbt. Die dunkler oder blau gefärbten Zellen liegen einzeln oder in Gruppen an den verschiedensten Stellen der Drüsen. Sie sind prall mit Sekret gefüllt. Oft sitzen diesen Zellen Sekretkappen auf. Ich halte den Inhalt der hellen Zellen für die erste, den Inhalt der dunklen Zellen für die zweite Vorstufe des fertigen Sekretes.

Einem ganz anderen Drüsentypus gehört die Gaumendrüse an.

Das Epithel des Gaumens weist viele ovale Einsenkungen auf, die sich ellipsoidförmig erweitern. Das Drüsenepithel ist gefaltet und die Zellen scheiden ein seröses Sekret ab. Ein Ausführgang mit hohem Zylinderepithel ist deutlich abgegrenzt.

Emys europaea.

Mundhöhlenboden und -dach sind nur mit einfachen hohen hellen Zylinderzellen ausgekleidet. Nur im mittleren Drittel der Mundhöhle finden sich einfache taschenförmige rein muköse Drüsen.

Chrysemys ornata.

Nur im hinteren Drittel des Unterkiefers kommt es zur Ausbildung einfacher taschenförmiger Drüsen.

Macroclemmys temminckii.

Bei dieser fast ausschließlich im Wasser lebenden Schildkröte fand ich keine Drüsen.

Emydosauria.

Alligator mississipiensis.

Die Haut unter der Zunge ist stark gefaltet und mit Drüsenepithel überzogen. Die weit verästelten Gaumendrüsen münden in Abständen neben der Zahnreihe aus. Der Zellinhalt erscheint granuliert. Weitere Drüsen habe ich nicht auffinden können.

Zusammenfassung des histologischen Teils

(vgl. Abb. 20 u. 21).

Die Mundhöhlendrüsen der Reptilien stellen taschenförmige Einsenkungen des Oberflächenepithels dar. Im einfachsten Falle finden sich in geschichtetem Epithel Schleimzellen (Schema1, Abb. 3).

Von den unverzweigten Drüsen lassen sich drei Typen unterscheiden (Schema 2, 4, 8). Bei Typ 2 reicht das einschichtige Epithel bis zur Oberfläche (Abb. 12. Zungendrüse von Testudo graeca). Von diesem leitet sich Typ 3 ab, der durch weitgehende Verästelungen entsteht (Abb. 13. Testudo graeca, Zungendrüse).

Bei Typ 4 reicht das einschichtige Epithel nicht bis zur Oberfläche (Lacerta agilis. Muköse Unterzungendrüse). Aus ihm läßt sich Typ 5 ableiten (Abb. 2. Lacerta agilis. Unterlippendrüse). Als Typ 6 ist eine verästelte Drüse dargestellt, deren Ausführgang mit Zylinderepithel ausgekleidet ist. Noch weiter differenziert ist der Typ 7, bei dem neben einem Ausführgang auch ein Sammelgang vorhanden ist Tupinambus teguixin, Unterzungendrüse). Der im Querschnitt alveolär erscheinende Typ 8 weist eine ovale Öffnung auf, die in ein ellipsoidförmiges Lumen übergeht (Abb. 6. Uromastix. Zungendrüse). Durch Faltung des Epithels entsteht Typ 9 (Abb. 5, 16, 17).

Typ 10 unterscheidet sich von dem vorhergehenden durch das Auftreten eines mit Zylinderepithel ausgekleideten Ausführganges (Testudo graeca. Gaumendrüse). In der Oberlippendrüse von Uromastix findet sich außerdem noch mit hohem Epithel ausgekleideter Sammelgang (Abb. 10).

Die Oberflächenvergrößerung wird erreicht durch Verästelung bei den mukösen, durch Faltung bei den serösen Drüsen (Schema 9, 10, 11, Abb. 15, 16, 17). Die serösen Drüsen sind am einfachsten bei

Scincus, wo das Lumen glattwandig ist. Bei der Unterzungendrüse von Agama ragt die Wand mit einigen Falten in das Lumen vor. Diese Faltung geht bei Uromastix so weit, daß zwischen den einzelnen Falten das Lumen röhrenförmig erscheint (Abb. 18).

Die Oberflächenvergrößerung durch Faltung bewirkt, daß das Sekret mehrerer Zellen an einer Stelle der Mundhöhle konzentriert wird, wie es besonders deutlich bei der Verlängerung der Unterzungendrüse der Ophidia wird. Die Konzentration wird dadurch gesteigert, daß die Ausführgänge mehrerer Taschen an einer Stelle oder doch dicht beieinander münden. Am weitesten ist diese Konzentration in der Oberlippendrüse der Ophidia und Uromastix gediehen, wo nur ein Ausführgang vorhanden ist.

In der Klasse der Reptilien findet sich das Prinzip der Oberflächenvergrößerung durch Faltung, die entweder eine Einstülpung oder Ausstülpung des Epithels darstellt, verwirklicht.

Das Prinzip der Arbeitsteilung ist am weitgehendsten verwirklicht bei Uromastix und Teju, wo eine Differenzierung der Drüsen in Endstück, Sammelgang und Ausführgang durchgeführt ist.

Bau und Funktion der Drüsen.

Deutlich erkennbar ist eine Abhängigkeit der Größe der Drüsen vom umgebenden Medium. Wassertiere haben zurückgebildete Drüsen. Den Emydosauriern fehlen mindestens im Unterkiefer zusammengesetzte Drüsen. Bei der Nahrungsaufnahme reißen Alligatoren große Fleischstücke von ihrer Beute ab und schlucken diese nach Anfeuchtung mit Wasser herunter. Von den untersuchten Testudinata fehlen Macroclemmys Speicheldrüsen, bei Emys und Chrysemys sind sie nur gering ausgebildet.

Der in oder am Wasser lebende Physignathus lesueuri hat relativ viel kleinere Drüsen als Agama stellio. Deutlich scheint eine Beziehung zwischen Umgebungstemperatur und Größe der Unterlippendrüsen zu bestehen.

Die Unterlippendrüse ist bei den aus Italien stammenden Lacerta fiumana und L. serpa geringer ausgebildet als bei den in Norddeutschland gefangenen L. vivipara und L. agilis, wie die Querschnitte (Abb. 19) und Tabellen verdeutlichen[1]).

[1]) Die Drüsenvolumen wurden ermittelt durch Addition aller Volumina der einzelnen Schnitte. Das Volumen wurde berechnet aus der Größe der angeschnittenen Drüsenfläche und der Schnittdicke.

Verhältnisse der Drüsenvolumen.

	UZ : UL
Lacerta serpa	1 : 0,28
Lacerta fiumana	1 : 0,31
Lacerta viridis	1 : 0,39
Lacerta vivipara	1 : 0,53
Lacerta agilis	1 : 0,63

UZ = Unterzungendrüse UL = Unterlippendrüse

Die Ophidiae und die ihnen ähnlichen Anguidae haben gemischte Unterlippendrüse. Bei beiden sind die Unterlippendrüsen größer als die Unterzungendrüsen. Bei Anguis fragilis ist das Verhältnis von UL : UZ = 1,3 : 1.

Auch für die Ophidier gilt die Regel, daß Arten aus warmen, trockenen Gegenden kleine Unterlippendrüsen besitzen.

Verhältnis der Drüsenvolumen.

	Unterzungendrüse : Unterlippendrüse
Coelopeltis	1 : 1,1
Coluber quatuorlineatus	1 : 1,2
Coronella austriaca	1 : 2,3
Agkistrodon contortix	1 : 2,8
Natrix taxispilotis	1 : 3,0
Natrix natrix	1 : 3,0
Vipera berus	1 : 3,3
Liophis	1 : 3,4

Auffällig ist weiterhin die mächtige Drüsenentwicklung bei den Pflanzenfressern Uromastix, Iguana tuberculata und Testudo graeca.

Die Vergrößerung des Drüsenepithels wird bei Testudo durch Ausstülpungen, bei Uromastix (Abb. 18) und Iguana durch Faltung der Wand erreicht. Ein Vergleich der Drüsen von Scincus officinalis, Agama stellio und Uromastix (Abb. 15—18) läßt deutlich erkennen, daß die Drüsen des Pflanzenfressers am weitesten gefaltet sind. Diese Drüsen weisen also die weitgehendste Oberflächenvergrößerung und damit die größte sezernierende Fläche auf. Die biologische Begründung ist wohl in der langen Freßdauer und relativ großen Nahrungsmenge der Pflanzenfresser zu suchen.

Zur Prüfung auf Amylase wurde 0,1prozentige Stärkelösung mit Jod versetzt und Speichel oder zerzupfte Drüsen hinzugefügt. Bei Testudo graeca wurde die blaue Lösung schon nach ganz kurzer Zeit entfärbt. Der Nachweis gelang nur mit den Zungen- und Unterzungendrüsen, bei den Gaumendrüsen nicht. Kontrollversuche wurden mit

gekochtem Speichel unternommen. Die Lösung wurde nicht entfärbt. War die Reaktion positiv, so wurde mit der Fehlingschen Probe der Zuckernachweis mit Erfolg ausgeführt.

Bei Iguana ist eine Amylase im Speichel durch die gleichen Versuche wahrscheinlich gemacht.

Die Speicheldrüsen von Gecko verticillatus, Natrix natrix, Emys europaea entfärbten die blaue Stärkelösung nicht.

Die Umsetzung der Stärke war in spätestens zwei Stunden erfolgt. Eine Stärkeverdauung im Munde von Testudo ist kaum anzunehmen, da die ganzen gut eingespeichelten Blatteile heruntergeschluckt werden. Im Magen ist allerdings Amylaseverdauung nachgewiesen.

Die Speichelsekretion war erhöht kurz vor und besonders deutlich bei den Ophidiern während der Nahrungsaufnahme. Bei den Riesenschildkröten Testudo elephantopus ist deutlich zu beobachten, daß zur Zeit der Nahrungsaufnahme auch die Orbitaldrüsen sezernieren.

Der Speichel aller untersuchten Reptilien enthält Katalase, die bactericid wirken soll. Zum Nachweis wurden in die Mundhöhle feine Glasstäbchen eingeführt und danach in mit H_2O_2 gefüllte Reagenzgläser getaucht. Es trat in jedem Falle Sauerstoffentwicklung ein. Die Versuche wurden nach längerer Hungerzeit ausgeführt, um die in der Pflanzennahrung und im Fleisch stets vorhandene Katalase auszuschalten.

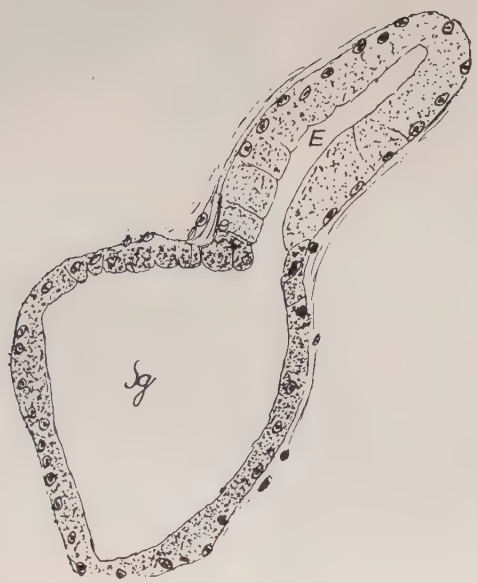

Abb. 1. Lacerta agilis. Seröse Unterzungendrüse.
E = Endstück. Sg = Sammelgang.

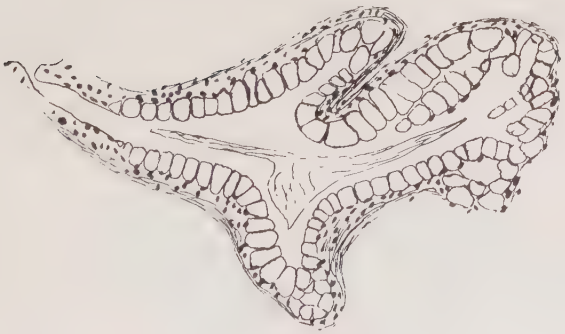

Abb. 2. Lacerta agilis. Unterlippendrüse.

Abb. 3. Lacerta agilis. Seitliche Zungendrüse.
SZ = Schleimzellen.

Abb. 5. Tupinambus teguixin. Gaumendrüse.
1. Tropfen aus grün gefärbtem Sekret.

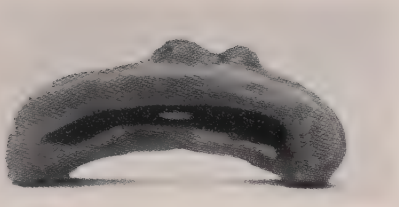

Abb. 4.

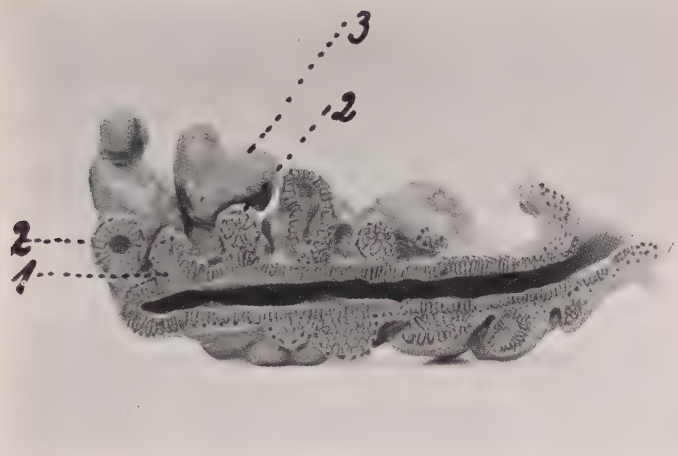

Abb. 13. Schnitt durch das Modell. Das Drüsenepithel ist eingezeichnet.
1, 2, 3 = Verzweigung 1., 2., 3. Ordnung

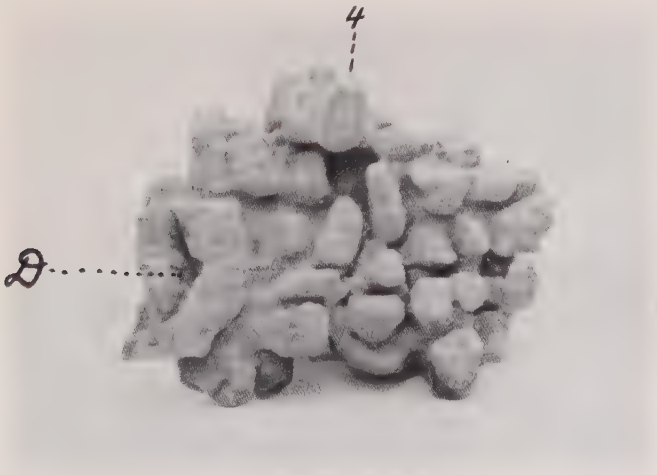

Abb. 14. Modell der Zungendrüse von Testudo graeca.
D = Drüsenöffnung. 4 = Verzweigung 4. Ordnung.

Abb. 6. Muköse Zungendrüse.
Uromastix.

Abb. 7. Uromastix spinipes. Seröse Zungendrüse.
1. Bindegewebe. 2. Muskel.

Abb. 8. Uromastix spinipes. Seröse Zungendrüse. Drüsenzellen in verschiedenen Sekretionszuständen.

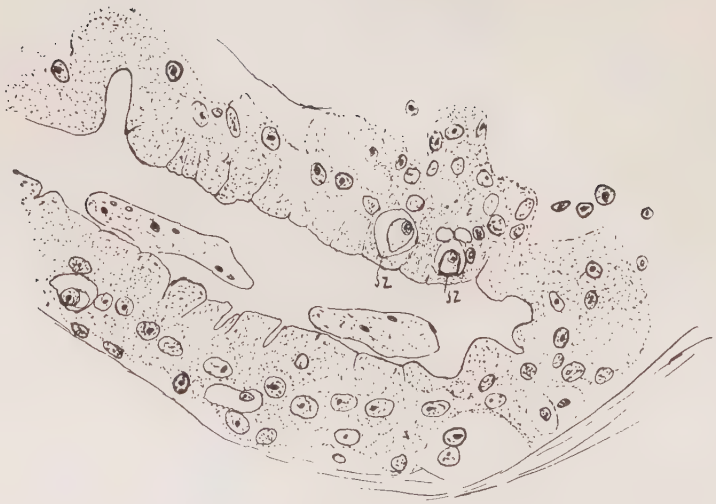

Abb. 9. Uromastix. Unterlippendrüse. SZ = Schleimzellen.

Abb. 10. Uromastix spinipes. Oberlippendrüse.
1. Drüsenalveole. 2. Sekretkapillare. 3. Sammelgang.

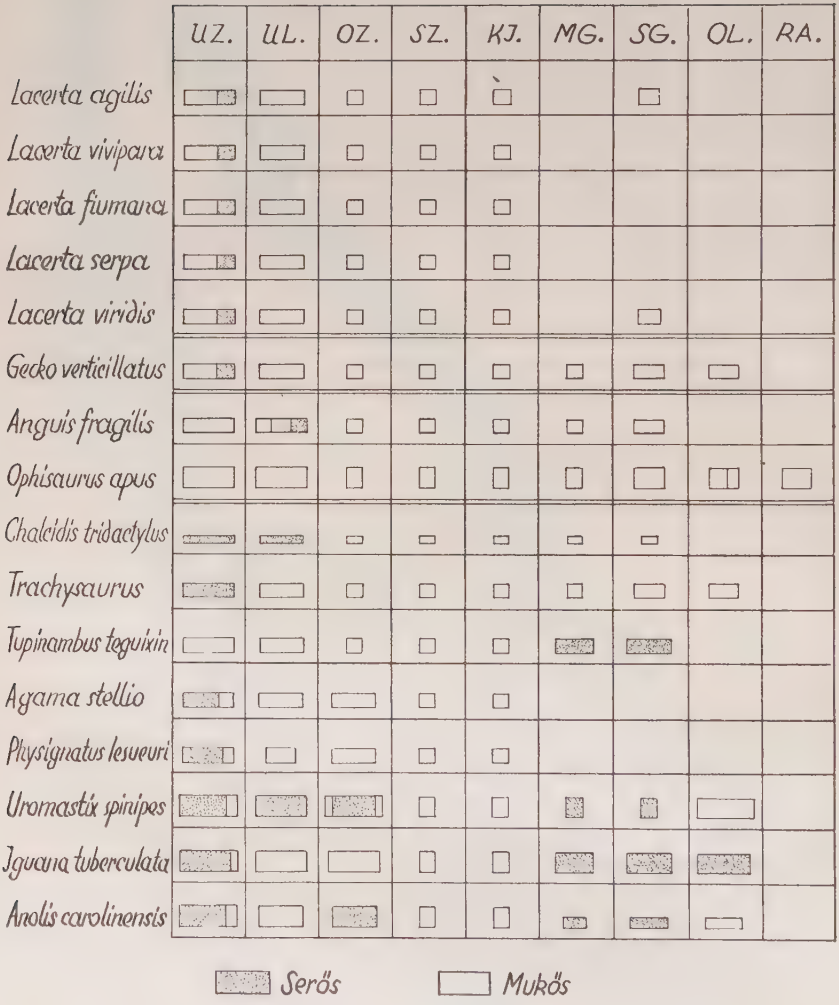

Abb. 11. Drüsenverteilung der Lacertilia.
UZ = Unterzungendrüse, UL = Unterlippendrüse, OZ = Obere Zungendrüsen, SZ = Seitliche Zungendrüsen, KI = Kieferdrüse, MG = Mittlere Gaumendrüse, SG = Seitliche Gaumendrüse, OL = Oberlippendrüse, RA = Rachendrüse.

Abb. 12. Testudo graeca. 5 Schnitte in Wachs dargestellt.

Abb. 15. Scincus officinalis. Unterzungendrüse.

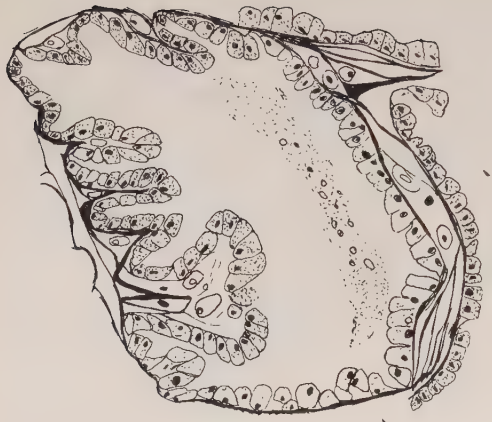

Abb. 16. Agama stellio. Unterzungendrüse.

Abb. 17. Uromastix. Oberlippendrüse.

Abb. 18. Uromastix. Seröse Unterzungendrüse.

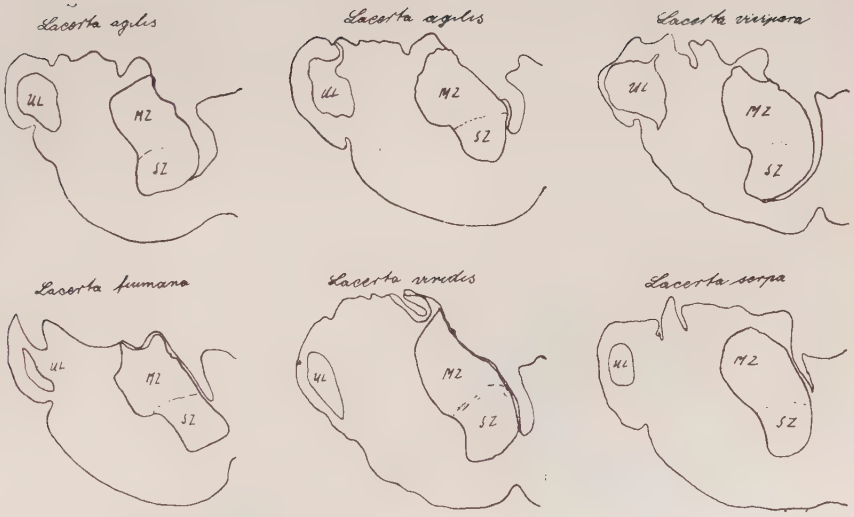

Abb. 19. Querschnitte des Unterkiefers.

UL = Unterlippendrüse.
MZ = Muköse Unterzungendrüse.
SZ = Seröse Unterzungendrüse.

Schemata der Bautypen der Drüsen der Reptilien I.

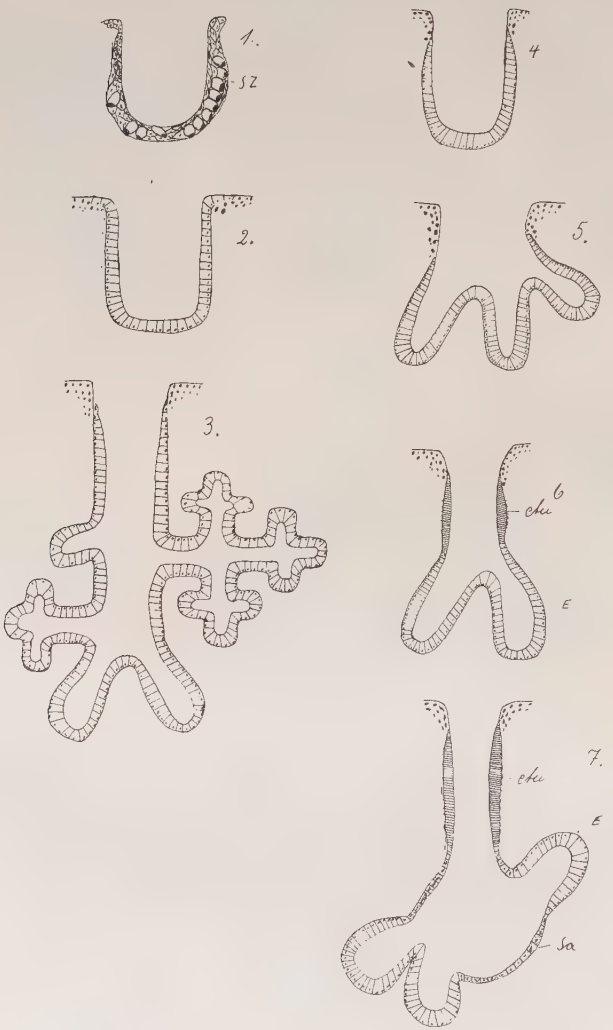

Abb. 20. SZ = Schleimzellen
Sa = Sammelgang
Au = Ausführgang
E = Endstück

Schemata der Bautypen II.

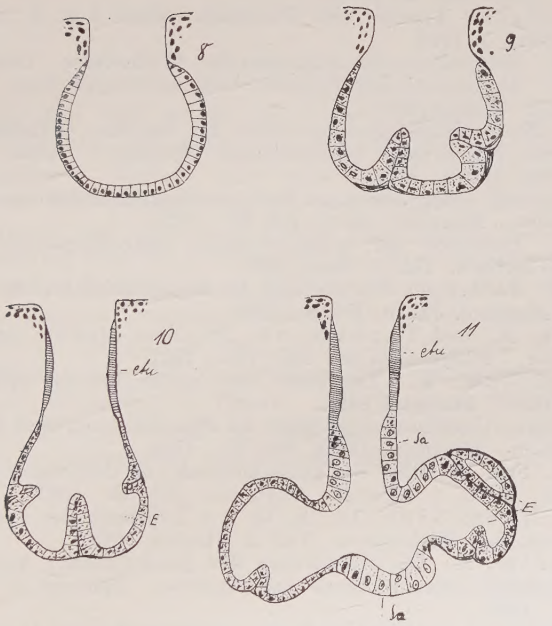

Abb. 21. Sa = Sammelgang
Au = Ausführgang
E = Endstück

Literaturverzeichnis.

Antony, M.: Über die Mundhöhlendrüsen der Vögel. Zool. Jahrb. Ab für Anat. Bd. 41 1920.

Born, G.: Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere. I. u. II. Morphol. Jahrb. Bd. 5 1879.

Brehms Tierleben. (Amphibien, Reptilien und Säuger.) Leipzig und Wien 1916.

Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Abt. III. Reptilien. (Hoffmann) 1890.

Egerer, Alois: Entwicklung, Bau und Funktion der Oberlippendrüsen von Tropidonotus natrix. Z. f. wiss. Zool. Bd. 128. 1926.

Haack, Wilhelm: Über Mundhöhlendrüsen der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75, 1903.

Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Band 1 u. 2. Leipzig und Berlin 1910 u. 1914.

Krause, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1923.

Leydig, F.: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

— Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

— Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 9. 1873.

Müller, Edmund: Untersuchungen über die Mundhöhlendrüsen der anuren Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. 70. 1932.

Oppel, A.: Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 3. Jena 1900.

Reichel, P.: Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. 8. 1883.

Scheunert, A., und Trautmann, A.: Zum Studium der Speichelsekretion. Pflügers Archiv Bd. 132. 1921.

Schimkewitsch, W.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart 1910.

Seifert, Hans: Untersuchungen über die Mundhöhlendrüsen der urodelen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. 70. 1932.

Seiller, R., Frhr. v.: Über die Zungendrüsen von Pseudopus, Anguis und Lacerta. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 38. 1891.

Stannius, H., und Siebold, E. Th. v.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Teil 2. Berlin 1846.

Wiedersheim, R.: Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.

Wilder, Harris: A contribution to the anatomy of Siren lacertina. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 4. 1891.

Vogt, C., und Young, E.: Lehrbuch der praktischen und vergleichenden Anatomie. Braunschweig. 1894.

Oppenheimer: Handbuch der Biochemie, 2. Aufl. Bd. 4. Speicheldrüsen und Speichel. Bearb. von F. N. Schulze, Jena 1925.

Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Herausgegeben von A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden, A. Ellinger. Band 3. Berlin 1927.

Babkin, B. P.: Die sekretorische Tätigkeit der Verdauungsdrüsen.

Groebbels, F.: Funktionelle Anatomie und Histophysiologie der Verdauungsdrüsen.

Bosemann, R.: Physikalische Eigenschaften und chemische Zusammensetzung der Verdauungssäfte unter normalen und abnormen Bedingungen.

Rona, P., und Weber, H.: Fermente der Verdauung.

Lebenslauf.

Am 12. Mai 1909 wurde ich, Friedrich Hübner, in Abbau Layß, Kreis Neidenburg, als Sohn des Preußischen Staatsförsters Ernst Hübner geboren. Ostern 1928 legte ich an der Oberrealschule in Wittenberge die Reifeprüfung ab und studierte Botanik, Zoologie, Leibesübungen und Chemie in Berlin vom Sommersemester 1928 bis Wintersemester 1929/30, in München bis Wintersemester 1930/31 und dann wieder in Berlin bis zum Sommersemester 1932. Meine Lehrer waren die Herren Professoren Diels, Döderlein, Fischer, v. Frisch, Hesse, Kniep, Nernst, Schlenk und Zimmer. Im Wintersemester 1931/32 begann ich mit der Arbeit zur vorliegenden Dissertation unter Herrn Professor R. Hesse. Am 26. Juni 1933 legte ich die wissenschaftliche und am 18. September 1935 in Königsberg die pädagogische Prüfung für das höhere Lehramt ab.